植 物 分 类 学 报 33(5):433～443(1995)
Acta Phytotaxonomica Sinica

泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究
Ⅲ.性状的遗传变异及其分类价值*

葛 颂 洪德元
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)

BIOSYSTEMATIC STUDIES ON *ADENOPHORA POTANINII* KORSH. COMPLEX (CAMPANULACEAE) Ⅲ. GENETIC VARIATION AND TAXONOMIC VALUE OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS

Ge Song Hong De-yuan
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract *Adenophora potaninii* Korsh. complex is a morphologically variable group including six species. As shown in many species in the genus *Adenophora*, the variability of many morphological characters in the complex under investigation is amazingly great, which brings difficulties in the delimitation and indentification of taxa. In the present study, six populations representing five species in the complex were systematically sampled to investigate the pattern of morphological variation within population and to detect the genetic basis of the variation with progeny tests and controlled crosses. The results are as follows:

Great morphological variation within population is found (Fig. 1), including characters such as leaf shape, teeth number and size of leaf margins, teeth number of calyx lobes, and indumentum on the surface of stems and leaves, which were previously considered as diagnotic. Systematic sampling and statistical analysis show that the differences in the above characters exhibit continuous patterns of variation within population (Fig. 1, 2), though they are highly correlated (Table 2). From progeny testing and crossing between two contrast types of individuals (oblong, dentate and pubescent leaves vs. narrow, entire and glabrous leaves) it is evident that those characters show continuous variability in segregating progenies (Fig. 3, 4) and appear to be influenced by large numbers of loci with individually slight effects. Since most wild populations were highly heterozygous for those characters,

* 1994-12-01 收稿。

the individuals in one extreme of variation can produce their variable offsprings including individuals similar to those in the other extreme (Fig. 3). This is also true for the indumentum density on stems and teeth number of calyx lobes.

In this complex, *A. biformifolia* Y. Z. Zhao, *A. bockiana* Diels and *A. polydentata* P. F. Tu et G. J. Xu were described exclusively based on leaf shapes, teeth number of leaf margins and calyx lobes, teeth size of leaf margins, and indumentum on the surface of stems and leaves. It is demonstrated, however, that the variation of those characters is of a quantitative nature and show no discontinuities. As a result, genetic analysis of diagnostic characters along with their sympatric distribution and same habitats, strongly suggest that *A. biformifolia* as well as *A. bockiana* and *A. polydentata* are actually the extreme individuals within *A. wawreana* and *A. potaninii* respectively and should not be recognized as taxa at any taxonomic level.

Key words *Adenophora potaninii* complex; Genetic variation; Morphological characters; Classification

摘要 阐明性状变异的遗传基础是评估性状分类价值以及揭示类群关系和进化过程的前提。本文根据泡沙参复合体内6个天然居群的材料,利用居群样本分析、子代测定和杂交试验等手段,结合统计学方法对该复合体一些在以往类群划分中起鉴别作用的形态性状进行了遗传学分析。结果表明,叶形、叶缘锯齿数目和大小、茎叶被毛、花萼裂片齿数、花梗长短等性状都是遗传性比较强的性状,而且性状之间有很强的相关性。但是,这些性状在居群内呈现连续变异且变异幅度非常大,以致于变异的两个极端个体被分别作为不同的种处理。通过对野外居群样本的统计分析和对极端变异类型个体所进行的子代测定及其人工杂交,进一步证实上述性状是受多基因决定的数量性状,其变异幅度大,变异式样中并不存在任何程度的间断性,因而至少在本复合体内没有鉴别意义。因此,以往建立在上述性状变异基础上的3个类群(*A. biformifolia* Y. Z. Zhao; *A. bockiana* Diels 和 *A. polydentata* P. F. Tu et G. I. Xu)均不成立。最后,本文对形态性状变异的遗传基础及其与类群划分的关系进行了讨论。

关键词 泡沙参复合体;遗传变异;形态性状;分类

0 前 言

沙参属包括泡沙参复合体以往的研究基本上是在形态学水平上按照传统的标本室工作方式进行的,毫无疑问这是分类学研究必不可少的步骤,也是进一步深入研究的基础。然而,形态性状只是一种表型,是生物体自身遗传特性和其所处环境共同作用的结果,任何形态性状都存在着或大或小的变异(Stebbins, 1950)。早期许多研究过沙参属的学者都发现,该属植物形态变异非常大且很不稳定,是分类上很难处理的类群(Baranov, 1963; Tsoong, 1935)。由于早期的原始文献对类群的变异性很少注意更无描述,导致该属的种间界线模糊,学名经常变动,异名繁多,种下类群的确立、划分和命名更是混乱,甚至对哪些性状具有较大分类价值,观点也不一致(Baranov, 1963)。面对这样一个分类上颇难处理的类群,仅凭标本室内的腊叶标本来进行研究远远不够,因腊叶标本失去了许多活体植物所具备的特征,而且数量有限,无法充分体现居群水平的特征和变异性,而种及种下类群的建立应以天然居群为基础,这是现代分类学的基本原则(Davis *et al.*, 1963)。

在以往泡沙参复合体的分类中,全部6个种都是根据形态性状的差异建立的,其中 *A. biformifolia* Y. Z. Zhao 从 *A. wawreana* Zahlbr. 中分出和 *A. bockiana* Diels 从 *A. potaninii* Korsh. 中分出均以叶形和茎叶被毛与否为主要依据(洪德元,1983;赵一之,1980),而 *A. polydentata* F. Tu et G. J. Xu 从 *A. potaninii* 中分出则以花萼裂片2对齿以上、花梗较短为依据(屠鹏飞等,1990)。随着标本的不断积累和野外调查工作的开展,已发现有许多所谓的鉴别性状在自然居群中呈连续变异,复合体各类群间的界线十分模糊,因此有必要从居群水平上进行进一步的遗传学和统计学分析。在前文中,我们根据来自9个居群的播种、移栽和杂交试验,初步分析了该复合体形态性状的表型可塑性(葛颂等,1994),并揭示了复合体6个种间的杂交亲和关系(Ge *et al.*, 1994)。本文将采用子代测定、人工杂交和居群样本的统计分析对泡沙参复合体形态性状,尤其是在现有类群划分中起鉴别作用的叶形、茎叶被毛和花萼裂片等性状进行居群生物学分析,阐明其变异的式样和遗传基础,探讨其分类学意义,为对复合体进行更为合理的分类处理提供形态学依据。

1　材料和方法

在对泡沙参复合体各类群进行野外调查、采样和移栽试验的基础上,我们曾对全部6个种22个天然居群共34个形态性状进行了居群变异式样的统计分析(葛颂等,待发表),在此我们着重报道针对其中6个天然居群样本进行居群生物学分析的结果。这6个天然居群的地理位置、样本大小、生境特点等详见表1。根据可塑性研究的结果,我们确定如下取样方法,以保证样品对个体有充分的代表性。即叶片取自个体茎的下部(植株1/4高度),花部性状为3朵盛花的平均值。具体研究方法如下:

1.1　天然居群内变异式样的分析　野外调查时,按居群方式分单株压制标本,每个居群

表1　居群编号、样本大小、地理位置和生境特点
Table 1　Population number, size, locality and habitat.

居群号 Population No.	地理位置 Locality	采样数 No. of plants	生境特点 Habitat
07	内蒙古呼和浩特大青山 Mt. Daqing, Hohhot City, Nei Monggol	31	1200m,半阴坡,杂草灌丛,土壤少石 grass or bushes of shady or sunny slope
11	山西运城西姚山 Mt. Xiyao, Yuncheng City, Shanxi	35	750m,半阴坡,矮草丛,土壤多石 grass of shady or sunny slope
13	甘肃天水吕二沟 Luergou, Tianshui City, Gansu	26	1350m,半阴坡,田边,土壤深厚无石 grass near farmland on hill
18	四川茂县曲谷乡 Qugu Village, Maoxian County, Sichuan	23	3000m,阴坡,杂草灌丛,土壤多石 grass or bushes of shady slope
19	四川马尔康查北村 Zhabei Village, Barkam, Sichuan	22	2560m,阴坡,田边杂灌丛,土壤深厚多石 grass or bushes near farmland on hill
20	四川马尔康大朗脚沟 Dalongjiao Gully, Barkam, Sichuan	30	2620m,阴坡,高草灌丛,土壤多石 high grass or bushes of shady slope

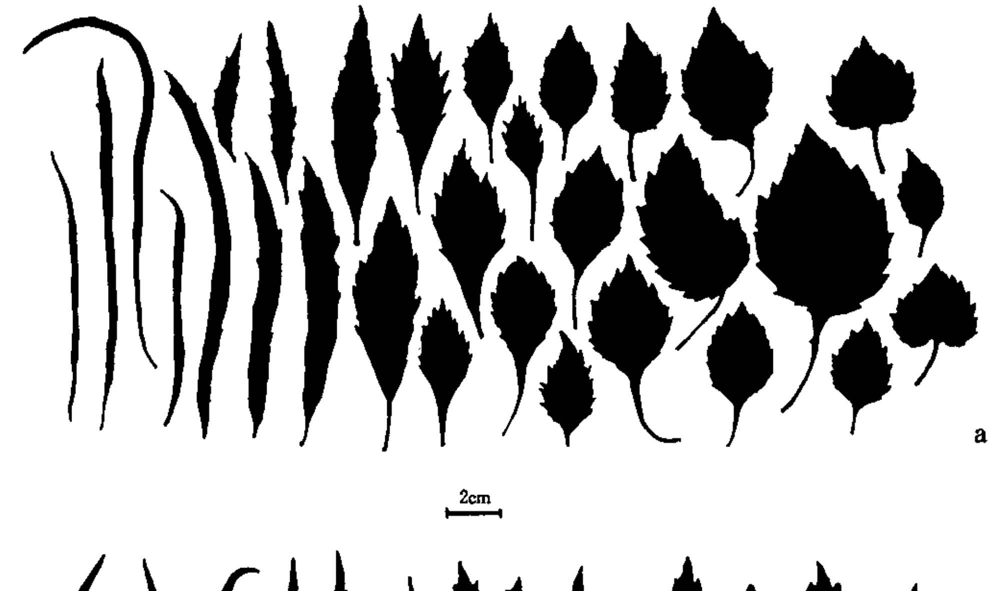




图 1 居群内不同个体茎下部(植株 1/4 高度)叶片形态对比图(每株个体只取一片叶)。
a. 居群 07,采自内蒙古大青山;b. 居群 20,采自四川马尔康。

Fig. 1 Variation in the outline of lower cauline leaves within population (one leaf from each individual).
a. population 07 from Mt. Daqing (Nei Monggol) ; b. population 20 from Barkam (Sichuan)

采集 15－35 株个体标本带回室内,用游标卡尺对一些主要的性状进行测定。根据这些居群样本可以分析形态性状在样本(居群)内变异性的大小,并初步了解这些性状变异的幅度和遗传基础。

1.2 子代测定 在 1990 年秋和 1991 年秋野外调查采样时,按居群方式分单株采种。从一些代表性居群中选择若干个体,将其种子(半同胞或全同胞)分单株播种于直径 20 cm 的花盆内,待二年生抽茎时(第一年只长基生叶)进行性状观测。在此期间定期间苗,最后只保留每个单株 2～3 盆、每盆 5～6 株的子代个体,故最后对每个单株共测定 15～18 株子代不等。观测同一个体的子代在一致条件下的表现,不仅可以有效地分析性状的分离和组合情况,了解性状变异的遗传基础,而且有助于认识个体的杂合程度以及类群的繁育系统。

1.3　人工杂交　在子代测定基础上,选择特定性状组合的个体进行人工杂交,并对杂交后代的性状表现进行分析,以便进一步认识性状变异的遗传基础。有关本复合体各类群间的杂交结果已在前文报道(Ge *et al.*, 1994),本文将对一些特定性状组合的亲本及其杂交后代进行性状分析,并在此基础上重新评估一些重要的鉴别性状,为复合体的类群划分提供依据。

2　结　果

2.1　性状在居群内的变异

首先选取采样个体较多且叶形、茎叶被毛等性状变异很大的二个居群样本为分析对象。这二个样本是内蒙古的居群07(30株)和四川的居群20(31株),其内既有条形叶、茎叶无毛的个体,也有椭圆形叶、茎叶被毛的个体。按照以往的分类处理,居群07中条形无锯齿叶、茎叶无毛个体应定为 *A. biformifolia*(居群07就采自该种的模式产地);椭圆形多锯齿叶、茎叶被毛个体应定为 *A. wawreana*。同理,居群20中条形无锯齿叶、茎叶无毛个体应定为 *A. bockiana*;椭圆形多锯齿叶、茎叶被毛个体应定为 *A. potaninii*。然而,叶形、叶缘锯齿变异的两个极端差异非常大,但其间却有各种中间类型;内蒙古居群变异幅度更大一些,且叶柄随着叶片逐渐变宽而加长(图1:a)。同样,茎、叶面、叶背上的被毛也从无毛到密毛连续变化。针对其它类群进行类似的分析发现,虽然不同居群在同一性状上的变异幅度有些差异,但这些性状呈连续变异的式样却是一致的。

随后,我们又对建立另一类群 *A. polydentata* 的鉴别性状——花萼裂片齿数和花梗长短进行了分析,分析材料来自该种的模式产地山西运城西姚山(居群11,35株)。结果发现,该居群个体花萼裂片的齿数有很大变异。从该居群35株个体花萼裂片齿数的柱状分布图可见,有些个体花萼裂片齿数少到只有1对,而另一个极端的个体花萼裂片齿数可多到3对半,中间有各种过渡类型,大部分个体花萼裂片齿数为1对半至2对半(3~5个)(图2:a)。对四川居群20的分析结果与以上十分相似,只是花萼裂片齿数平均更少一些(图2:b)。值得一提的是,在同一个体不同的花朵上,花萼裂片齿数都有变化。对居群11花梗长短类似的分析表明,该性状在居群内也有很大变化,以顶部分枝的花为测量标准,有些个体花梗仅有3 mm长,而有些个体花梗可长达6 mm,同株个体上不同花在花梗上也有较大的发育可塑性。对居群20的观测发现,有些个体的花梗短到仅1 mm,似贴在花序分枝上,而有些个体花梗可长达8 mm。

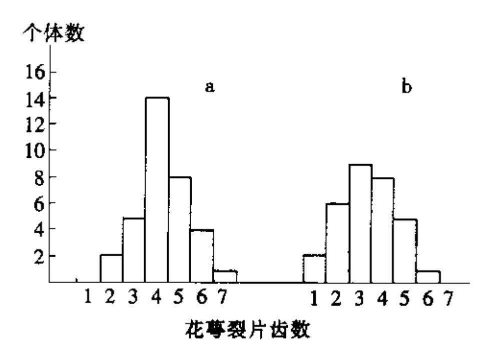


图2　居群内不同花萼裂片齿数的个体数目。
a. 居群11,采自山西运城;b. 居群20,采自四川马尔康。
Fig. 2　Distribution of individuals with different teeth number of calyx lobe within population. a. population 11 from Yuncheng, Shanxi; b. population 20 from Barkam, Sichuan

显然,叶片形态,叶缘锯齿数目和大小,茎叶被毛,花萼裂片齿数,花梗长短在居群内就有比较大的变异,至少在本复合体内鉴别意义不大。

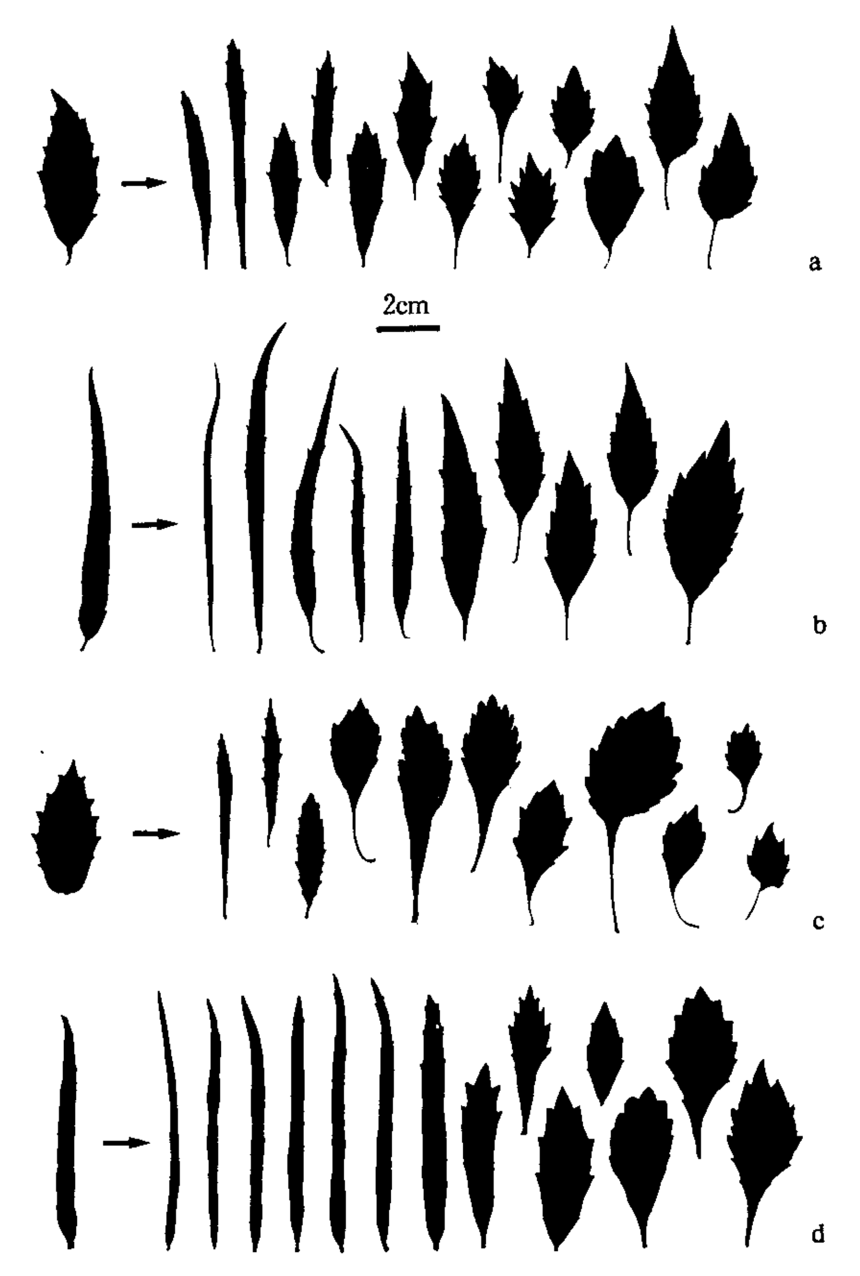


图 3 四个单株及其自由授粉子代叶片形态对比图(每株个体只取一片叶)。
a 和 b，来自居群 07；c，来自居群 13；d，来自居群 20。

Fig. 3 Comparison in the outline of lower cauline leaves between the parents and their open-pollinated progenies (one leaf from each individual). a,b, from population 07; c, from population 13; d, from population 20.

2.2 子代测定和人工杂交

在播种的单株后代中，二年生抽茎后可以明显地看到叶片等性状在后代中的分离。图 3 是来自不同居群的 4 个单株及其子代个体的叶片形态对比图。图中最左边的叶片取自亲本个体茎的下部，其右边叶片均取自该个体 10～14 株自由授粉子代二年生时的相应部位。由图可见，不管是典型的条形叶个体还是典型的椭圆形叶个体，其自由授粉子代都出

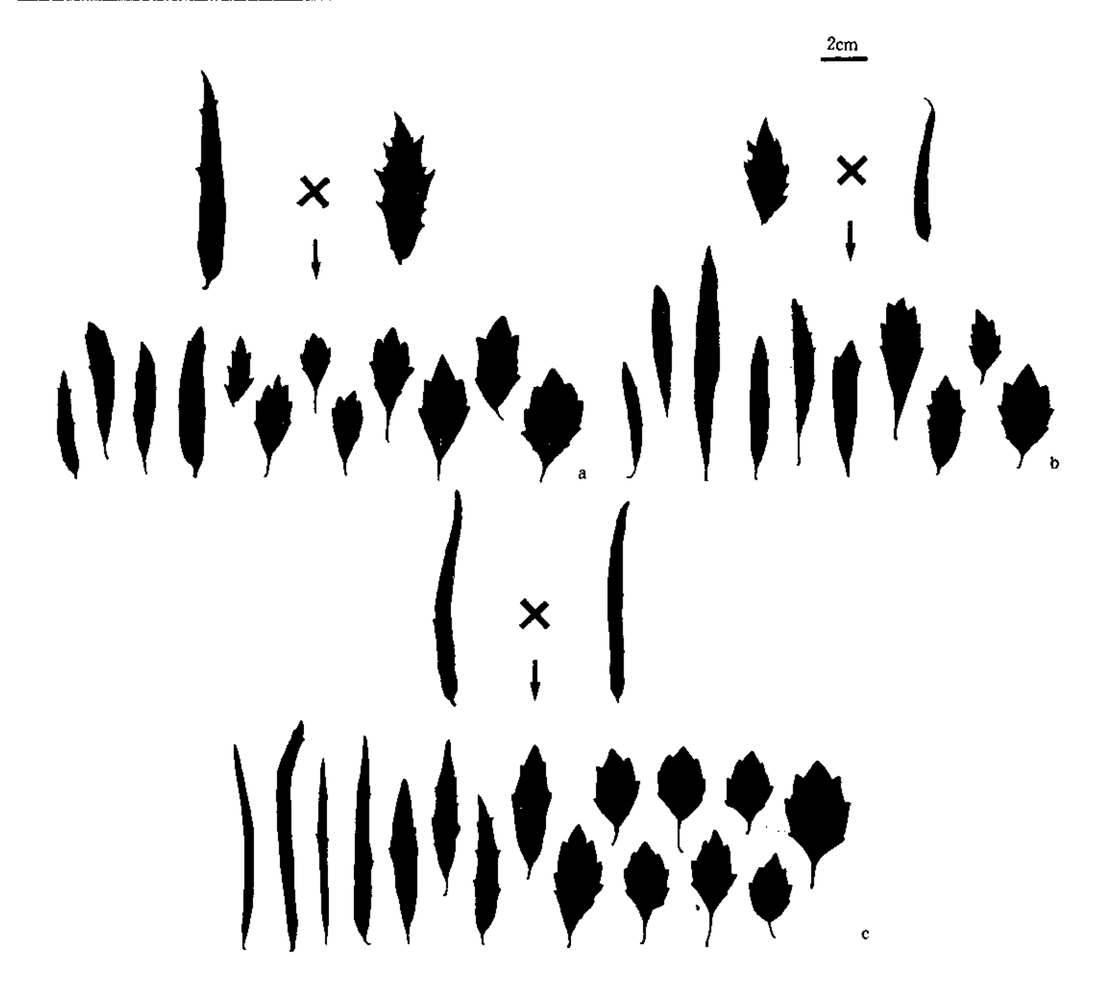


图 4　不同类型亲本及其杂交后代叶片形态对比图（每株个体只取一片叶）。
a 和 b，来自居群 13；c，来自居群 07。

Fig. 4　Comparison in the outline of lower cauline leaves between the parents and their F_1 hybrids (one leaf from each individual). a, b, from population 13; c, from population 07.

现了非常大的分化。条形叶个体的后代不仅出现了与自己相似的条形叶（无毛）个体，而且出现了叶形更狭长的个体（图 3：b，d）。更为重要的是，所有条形叶（无锯齿，无毛）个体的后代都分化出与其叶形完全不同的椭圆形叶（多锯齿，密毛）个体；同样，椭圆形叶个体也分化出与其叶形完全不同的条形叶个体，而且两个极端个体之间有各种中间类型（图 3）。

在进行子代测定的同时，我们还针对不同性状个体进行了人工杂交及其子代性状的分析，图 4 是其中几个杂交组合及其 F_1 代二年生时叶片形态的对比图。由图可见，不管杂交亲本叶形如何，其 F_1 都出现非常大的分化，从条形、全缘或少锯齿叶（无毛）到椭圆形、多锯齿叶（被毛）连续变化，正反交结果相似（图 4：a，b）。即使条形叶和条形叶个体杂交，后代也分离出大量椭圆形叶个体（图 4：c）。

叶形、叶缘锯齿的数目和大小、茎叶被毛等性状在子代测定和人工杂交后代中的大量分离和连续变异不仅表明这些性状受微效多基因控制的特性，而且说明本复合体植物在这些性状上的高度杂合性。

2.3 性状间的相关变异

从前面居群内变异式样的分析以及子代测定和人工杂交的结果中，还可以发现叶形、叶缘锯齿的数目和大小、茎叶被毛等性状在居群内变异的另一个特点，即上述性状之间有很明显的相关变异。伴随着叶形从条形过渡到椭圆形，叶缘锯齿逐渐变多变大，茎叶上的毛被也趋于明显和浓密。为此，我们采用统计学方法对居群 07 和 11 二个居群样本进行性状的相关性分析，结果见表 2。表中列出了二个居群 6 个性状之间的相关系数及其显著性检验结果，对角线上部为居群 07 的数值，对角线下部为居群 20 的数值。由表可见，叶长/叶宽比(叶形)与其它 5 个性状间存在着非常显著($p<0.01$)或极显著($p<0.001$)的负相关关系，即随着叶片越狭长，茎叶被毛越稀或无；叶缘锯齿数越少、锯齿越小。其它 5 个性状之间除叶被毛和叶片锯齿长之间没有显著相关关系外，彼此之间也具有很强的相关关系，二个居群的结果基本相似(表 2 中二个居群统计数据相对称)，这说明所分析的这组性状具有很高程度的相关变异。

表 2 六个性状在居群 07(对角线上)和居群 20(对角线下)中的相关系数及相关显著性
Table 2 Summary of the correlation coefficients and significance tests among six characters in population 07 (above the diagonal) and population 20 (below the diagonal)

性状 Character	叶长/叶宽 Leaf length /width	茎毛 Indumentum on stem	叶面毛 Indumentum upper surface of leaf	叶背毛 Indumentum lower surface of leaf	叶缘锯齿数 Teeth No. of leaf margin	叶缘锯齿长 Teeth length of leaf margin
叶长/叶宽 Leaf length /width	1.0000	−0.6571***	−0.6058***	−0.5876***	−0.8571***	−0.6360***
茎毛 Indumentum on stem	−0.7828***	1.0000	0.6859***	0.7822***	0.5593***	0.4055*
叶面毛 Indumentum upper surface of leaf	−0.4592**	0.6526***	1.0000	0.6306***	0.5790***	0.2670(N)
叶背毛 Indumentum lower surface of leaf	−0.6319***	0.9556***	0.5982***	1.0000	0.5232**	0.2676(N)
叶缘锯齿数 Teeth No. of leaf margin	−0.6575***	0.5794***	0.5835***	0.4599**	1.0000	0.5405**
叶缘锯齿长 Teeth length of leaf margin	−0.7544***	0.6938***	0.2921(N)	0.5732***	0.6043***	1.0000

显著性 Significance：*** ——极显著($p<0.001$)，** ——非常显著($p<0.01$)，
* ——显著($p<0.05$)，N ——不显著($p>0.05$)。

3 讨论

3.1 形态性状的变异与类群划分

变异是生物界最基本的特性之一。对性状变异的度量、描述和分析是建立各级分类范畴和探讨进化问题的基础(Stebbins，1950)。形态性状是一种表型，是生物体的外在表现，是遗传和环境共同作用的结果，可用一个简明的遗传学公式表示为：表型＝基因型＋环

境。基因型是一个有机体全部基因的总和,表型则是性状的一种外在表现,在两者之间还存在着基因表达、调控和个体发育等复杂的过程。因此,要认识性状变异的规律,评估其在类群划分中的价值,就应尽可能进行居群样本的分析,这是居群(物种)生物学研究的出发点,是分析性状变异的前提;同时应该采用实验方法来区分性状变异的遗传原因和环境因素,并用统计学方法来研究性状遗传变异的幅度和式样,这是认识性状分类价值的关键。要对生物类群进行合理的划分,必须建立在对性状变异的研究之上。因为只有对性状变异进行研究,才能发现性状变异的间断性和相关性,类群划分就是建立在性状的相关性和变异的间断性上,与"模式"标本有所差异的个体并不一定能建立一个新分类群(汤彦承等,1989;Davis *et al.*, 1963)。

在前文中,我们根据播种和移栽试验分析了泡沙参复合体一些形态性状的表型可塑性,结果表明,根、茎、花序分枝等性状有很大的环境可塑性,而叶片、花部、果实和种子性状环境饰变的能力却很小,在发育期相对固定的情况下(以排除发育可塑性的影响),是稳定的性状(葛颂等,1994)。然而,通过本文居群样本的分析表明,叶片(包括叶形、叶缘锯齿数目和大小)、茎叶被毛、花萼裂片齿数和花梗长短等性状居群内的变异幅度很大,与整个复合体在该性状上的变异幅度相当,而且子代测定和人工杂交表明,造成这种变异的原因来自性状多基因遗传的分离和重组。因此,仅仅根据叶形、叶缘锯齿数和大小、茎叶被毛等性状所建立的类群是不可靠的。其实,叶形、毛被等性状明显的变异在以往沙参属的分类中就已被注意和描述过。如在 *A. liliifolioides* Pax et Hoffm., *A. sinensis* A. DC., *A. borealis* Hong et Zhao Y-Z, *A. himalayana* Feer., *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitagawa, *A. capillaris* Hemsl. 和 *A. paniculata* Nannf. 等许多种内都存在明显的叶形和毛被性状的变异(洪德元,1983)。如果稍作居群样本的分析,这种变异式样就十分清楚,如对狭叶沙参 *A. gmelinii* 复合体的研究(邱均专等,1993)。由此可见,本文对泡沙参复合体叶形、被毛等性状变异式样和机制的分析以及对其分类价值所作的推论,不仅适用于本复合体,大概对沙参属的分类也具有一定的价值。

3.2 关于 A. biformifolia, A. bockiana 和 A. polydentata 的归并

如前所述,至少在本复合体内,叶形、叶缘锯齿数目和大小、茎叶被毛、花萼裂片齿数目和花梗长短都不具有鉴别意义。尽管这些性状变异(尤其是叶形、叶缘锯齿等性状)受遗传因素影响较大,性状变异的相关性也很强,但这些性状内在的遗传变异性很高,不是"好"的分类性状(Davis *et al.*, 1963),而 *A. biformifolia*、*A. bockiana* 和 *A. polydentata* 的建立则完全根据这几个不可靠性状。在《中国植物志》中,由于 *A. bockiana* 标本很少,且与 *A. potaninii* 的区别仅在于叶更狭长上,"因此它是一个独立的种,还是 *A. potaninii* 下面的一个实体,有待进一步探讨"(洪德元,1983)。本文的居群和实验分析已充分证明,*A. bockiana* 根本就不是一个自然实体,只不过是 *A. potaninii* 居群内变异的极端个体。同理,发表 *A. biformifolia*(模式产地内蒙古大青山)和 *A. polydentata* (模式产地山西运城)所依据的鉴别特征也都分别是 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 居群内变异的极端个体,故也不是自然的实体,对二者模式产地(居群 07 和 11)的统计分析已充分说明了这一点。

鉴于 *A. biformifolia*, *A. bockiana* 和 *A. polydentata* 既没有地理上的分化、生态上的偏好(葛颂等, 待发表),迄今也找不到有鉴别作用的性状, 故根据形态地理学方法,上述

3种应分别归并在*A. wawreana*和*A. potaninii*之中。基于居群水平上的杂交实验也完全支持这一归并(Ge *et al.*，1994)(有关的分类处理将另文发表)。

3.3 性状变异的遗传基础与类群划分

Davis *et al.* (1963:120) 曾指出:“性状固有的遗传变异性是我们认识最为欠缺的一个方面。……许多被分类学家认为是本质的性状,有可能在居群内出现变异或受简单的遗传机制控制。”在植物中,大多数与大小、重量、数目等相关的性状都是受多基因决定的数量性状,这类性状往往是植物生长发育的终端产物(Gottlieb, 1984)。由于许多数量性状的变异在居群之内和之间均为连续的,因而在类群划分中意义不大。但是,在标本数量有限的情况下,连续变异也往往会因标本的不足而出现间断,造成分类上的困难甚至错误,这类教训是很多的(汤彦承等,1989;陈家宽等,1986;Stebbins,1950)。在泡沙参复合体内,有些类群正是在标本数量不足,对性状变异认识不够的情况下建立的,因而缺乏合理性(屠鹏飞等,1990;赵一之,1980)。通过野外的居群调查或对大量标本材料的统计分析,这类问题不难克服(徐炳声等,1980 ;洪德元,1978)。然而,另一类受单基因决定的性状变异最易被分类学家所误解而作为不同的类群处理,因为这类性状的变异在种内或居群内往往是不连续的。十字花科*Dithyrea wislizenii*角果上被毛与否就是一个很典型的例子。由于该类群在自然界存在着长角果被毛和长角果无毛两种截然不同的类型,故一些学者将长角果无毛者定名为*D. griffithsii*。Rollins (1958)根据居群采样发现有些居群内两种类型可以同时存在。进一步的杂交测定发现,长角果有毛与否完全受一对显隐性基因控制,无毛性状对有毛性状显性,有毛类型是隐性纯合的个体,不同果实类型在杂交后代中出现典型的孟德尔式分离,故两种类型可以共存于同一居群。因此,Rollins通过对性状进行的遗传分析,有力地证明*D. wislizenii*长角果上毛被的存在与否没有分类学意义,*D. griffithsii*不是一个自然实体(Rollins, 1958)。在对菊科*Layia*属一些种的研究发现,舌状花和托片的有无也仅受1至2对遗传因子的控制,而这些性状差异却被早期的分类学家认为具有分族的价值(Clausen, 1951)。类似这些遗传机制简单的种内或居群内变异,还有不少报道,其中不少变异在被认真研究之前作为类群处理过(Eggers Ware, 1983; Smith, 1973; Gorscic, 1957; Collins, 1924)。

由此可见,认识性状变异的遗传基础对类群划分具有重要意义。“物种的遗传变异性是一个需要研究和正确处理的现象,不能由于一些个体偏离了某个类型或模式而把其看成是一种麻烦”(Davis *et al.*, 1963)。一方面,受环境影响(环境可塑性)大的性状分类价值不大,因为这类性状的变异并不是生物体遗传特性的反应(葛颂等,1994;Davis *et al.*, 1963);另一方面,对于受遗传决定的性状,其分类价值的大小又取决于其遗传变异的幅度和式样(Davis *et al.*, 1963)。因此,要想正确认识性状的分类价值,必须正确理解居群概念和变异现象,在对大量腊叶标本进行深入细致的研究的同时,进行必要的物种生物学或居群生物学研究。在此,我们提倡居群生物学原理和方法,并不意味任何分类学工作都应在标本室外进行居群调查和物种生物学实验,这既不现实也决非对任何分类学工作都有必要。标本室内的工作是分类学工作的起点但决不是终点(Davis *et al.*, 1963),标本室工作仍需要居群概念的指导,无疑也将获益于居群概念的应用(汤彦承等,1989;陈家宽等,1986;徐炳声等,1980;洪德元,1978)。同时居群生物学或物种生物学研究将为解决许

多传统分类中的难题提供有力的工具，也是我国系统植物学未来发展的主要方向之一。

参 考 文 献

汤彦承，向秋云，1989．重订藤山柳属的分类——续谈植物分类学工作方法．植物分类学报，**27**(2)：81～93

邱均专，洪德元，1993．狭叶沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究．植物分类学报，**31**(1)：17～41

陈家宽，王徽勤，1986．居群概念和方法在植物分类学中的应用．武汉植物学研究，**4**(4)：377～383

赵一之，1980．内蒙古沙参属植物分类研究初报．内蒙古大学学报，**11**(1)：53～61

洪德元，1983．桔梗科，草海桐科，花柱草科．中国植物志．第73卷第2分册．北京：科学出版社

洪德元，1978．婆婆纳属长果婆婆纳群的统计分类处理．植物分类学报，**16**(3)：20～24

徐炳声，李林初，1980．毛叶石楠种群腊叶材料的定量分析．植物分类学报，**18**(3)：259～265

屠鹏飞，徐国钧，洪德元，1990．中国沙参属新植物．中国药科大学学报，**21**(1)：16～18

葛颂，洪德元，1994．泡沙参复合体的物种生物学研究Ⅰ．表型的可塑性．植物分类学报，**32**(6)：489～503

Baranov A I，1963．Materials to the monograph of the species of *Adenophora* of N. E. China．Quart J Taiwan，**16**：143～179

Clausen J D，1951．Stages in the Evolution of Plant Species．Ithaca：Cornell University Press

Collins J L，1924．Inheritance in *Crepis capillaris*．Ⅳ．Nineteen morphological and three physiological characters．Univ Calif Publ Agric Sci，**2**：249～296

Davis P H，Heywood V H，1963．Principles of Angiosperm Taxonomy．Edinburgh and London：Oliver & Boyd

Eggers Ware D M，1983．Genetic fruit polymorphism in North American *Valerianella* (Valerianaceae) and its taxonomic implications．Syst Bot，**8**(1)：33～44

Ge S，Hong D Y，1994．Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* Korsh．complex (Campanulaceae) Ⅰ．Crossing experiment．Cathaya，**6**：15～26

Gorscic J，1957．The genus *Collinsia*．V．Genetic studies in *C．heterophylla*．Bot Gaz，**118**：208～223

Gottlieb L D，1984．Genetics and morphological evolution in plants．The American Naturalist，**123**(5)：681～709

Rollins R C，1958．The genetic evaluation of a taxonomic character in *Dithyrea* (Cruciferae)．Rhodora．**60**：145～152

Smith E B，1973．A biosystematic study of *Coreopsis saxicola* (Compositae)．Brittonia，**25**：200～208

Stebbins G L，1950．Variation and Evolution in Plants．New York：Columbia Univ．Press

Tsoong P C，1935．Preliminary study on Chinese Campanulaceae．Contr Inst Bot Nat Acad Peiping，**3**：66～83